АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

ТОМ XXXII

3



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1947 ЛЕНИНГРАД

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS

ОРГАН ВСЕРОССИЙСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

Адрес Редакции: Ленинград 22. Ул. Попова, 2. Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР

И. В. Красовская

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПЛАЧА РАСТЕНИЙ ДЛЯ ОЦЕНКИ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ И ЕЕ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

(Получено 30 VIII 1946)

В практике физиологии, а отсюда и в практике земледелия и растениеводства, пользующихся физиологическими методами оценки растений, совершенно нет легко доступных методов, которые позволили бы наблюдать за состоянием и физиологической деятельностью корневой системы в почвенных условиях, а между тем большинство приемов возделывания растений — приемов обработки и ухода — в первую очередь влияет именно на корневую систему, и уже от ее состояния и ее работы зависит дальнейший рост растения.

В связи с этим большой интерес представляет сравнительно простой метод, предложенный недавно Леонардом (Leonard, 1944) для оценки степени повреждения корневой системы при разных способах культивации.

Культивация пропашных культур преследует цель разрыхлить уплотненную поверхность почвы для уменьшения испарения, стимулирования биологической деятельности почвы и уничтожения сорняков, но одновременно культивация в той или иной степени задевает и повреждает поверхностные корни. Оценка допустимой глубины и ширины культивации при помощи раскопок корневой системы с зарисовкой положения горизонтальных тяжей, учета перерезанных корней и т. п. представляет очень трудоемкие, кропотливые методы и притом статические, фиксирующие только какую-то неопределенную часть корневой системы в данный момент без достаточного объективного критерия для суждения о действительной степени повреждения растения в целом.

Многочисленные примеры такой зарисовки повреждений мы имеем в книге Уивера и Брунера (Weaver and Bruner, 1927). Трудно таким путем количественно оценить, что составят эти повреждения в общем балансе снабжения растения.

Леонард предлагает оценивать степень повреждения корневой системы путем определения корневого давления, исходя из следующих теоретических предпосылок: корневая система представляет замкнутую сосудистую систему, упирающуюся в кончиках корней в малопроницаемую эндодерму и меристему кончика корня. Эта система развивает известное гидростатическое давление, способное поднять ртуть в манометре. После повреждения корней раствор из сосудов свободно вытекает из перерезанных кончиков, и давление падает. Здоровые (не поврежденные) корни продолжают нагнетать воду. Через некоторое время устанавливается равновесие между истечением и поступлением, обусловливающее какое-то, но пониженное корневое давление. Это понижение и служит показателем степени повреждения.

Испытуемые растения гладко срезаются острым инструментом непосредственно под семядолями, и на пенек быстро надевается резино-

вая трубка, соединенная с U-образным манометром, позволяющим измерять давление, примерно, до 45 см ртутного столба. Равновесие в манометре, по наблюдениям Леонарда, устанавливается минут через 10 после его насадки. Наиболее четкие результаты падения корневого давления при повреждении корневой системы получались через 2 минуты после подрезки корней; поэтому автор рекомендует сперва установить манометр, выждать равновесия, сделать отсчет, а затем уже проводить культивацию и минуты через 2 производить новый отсчет.

Так как корневое давление — величина чрезвычайно изменчивая, то надо всегда иметь параллельные контрольные растения, на которых учитывать колебания давления во времени.

В силу того, что положительное корневое давление бывает только при достаточном насыщении почвы водой, такие наблюдения можно проводить лишь на орошаемых землях или после дождей, хорошо промочивших пахотный слой, и притом в ранние утренние часы. Перед началом опыта необходимо всегда убедиться в наличии положительного корневого давления в данных условиях. Автор изучал влияние искусственной подрезки ножами, а также и повреждения при культивации. Опыты с культивацией проводились на хлопчатнике с высотой надземных частей около 38 см и глубиной корней около 55 см.

Учет подрезанных корней показал близкую корреляцию между падением корневого давления и массой подрезанных корней.

По наблюдениям Леонарда метод этот очень чувствителен. Корневое давление чутко реагирует на степень повреждения корней и быстроту восстановления их нормального состояния.

В одном из опытов глубокая культивация хлопчатника понизила корневое давление на 66%. Через сутки снижение уменьшилось до 41%, через 7 дней полностью восстановилось. В другом опыте автор, сравнивая степень падения корневого давления при различных способах культивации, получил следующие цифры снижения (в процентах) за срок учета:

без культивации (контроль)	на 1
боронование на глубину 2.5 см	„ 26
дискование „ „ 5 „	„ 32
тракторная культивация на 7.5 см	„ 53
то же „ 15 „	„ 72

Метод этот несомненно заслуживает внимания и по своей простоте и главным образом потому, что отображает суммарную активность корневой системы.

Попытка проверить возможность применения этого метода в лаборатории физиологии растений Института зернового хозяйства Юго-Востока натолкнула на мысль, что еще проще и в то же время теоретически более правильна будет оценка целостности корневой системы путем определения количества пасоки, выделяемой срезанными пеньками в единицу времени.

Повреждение корневой системы есть прежде всего количественное нарушение подачи воды — отрезается какая-то доля водоподающего аппарата, корневое же давление характеризует напряженность процессов выталкивания воды в результате осмотических сил. Не всегда изменение в количестве поглощенной воды будет вызывать точно соответствующее изменение в напряженности корневого давления.

Леонард предполагает, что через порезы корней произойдет простое вытекание части раствора из общего количества, поступающего в сосудистую систему, вследствие чего снизится давление; на самом деле это не так просто, и нельзя себе представлять корень как полую трубку, заткнутую с нижнего конца пробкой, по удалении которой

вода свободно вытекает. Вода, проходящая по сложной системе сосудов, испытывает на пути значительные сопротивления, очевидно разные у разных видов растений в зависимости от их строения, от типа и расположения сосудов, от осмотических свойств живых клеток, окружающих сосуды, и т. п. Мы пробовали отрезать у сорняка щирицы с надетым манометром не только отдаленные от пенька части корней, но и всю корневую систему целиком, оставляя под давлением столба манометра лишь несколько сантиметров пенька, и тем не менее уловимого на-глаз истечения из места нижнего пореза не происходило.

На большие сопротивления, встречаемые жидкостью по пути следования в сосудистой системе, указывают опыты искусственного проталкивания жидкостей через отрезки стеблей, требующие приложения значительной силы (известные опыты Фармера, Реннера и др.).

Еще в 1924 г. А. А. Рихтер указывал на возможность путем определения количества пасоки, вытягиваемой «магазином тяги», подойти к определению «специфической мощности с точки зрения водоснабжения той или иной корневой системы».

Крафтс (Crafts, 1936) в работе, в которой он изучал выделения из ксилемы и флоэмы, в одном из опытов пытался установить соотношение количества пасоки с величиной корневой системы, но, к сожалению, не сопоставляет данных по отдельным растениям, а дает только среднее соотношение на все растения, так что нельзя судить о том, есть ли пропорциональность между плачем и весом корней.

Ряд ориентировочных испытаний, проведенных нами в Институте зернового хозяйства в 1945 г. при участии студенток-практиканток Саратовского Государственного университета Терешкиной, Просиной и Меньшиковой, подтвердил возможность оценки мощности и целостности корневой системы по учету количества вытекающей пасоки.

Прежде всего хотелось установить, насколько количество пасоки может характеризовать мощность корневой системы. Для этого были выбраны растения, заведомо различные по размеру корневой системы, а именно, растения разной мощности по надземным частям и затем растения, выросшие на свету и в тени. Известно, что теневые растения имеют относительно общего веса значительно более слабую корневую систему, чем световые (Максимов, Лебединцева и Красносельская-Максимова, 1924). Истечение пасоки определялось у сорняка щирицы (*Amaranthus retroflexus*); световые растения были представлены изолированными экземплярами в междурядьях низкого, не сомкнутого травостоя арбузов, теневые — растениями в сомкнутом, высоком травостое конопли в нескольких шагах от посадки арбузов. Определения проводились после сильных дождей с 9 до 11 часов утра в конце июля — начале августа.

Для сравнения световых и теневых растений пары подбирались возможно более одинаковые по мощности надземной массы. В табл. 1 приводим результаты опытов, проведенных 27 VII и 6 VIII.

Из табл. 1 видно, что в пределах групп примерно одинаково мощных растений, теневые, а в пределах световых или теневых растений — более мелкие, имеющие более слабую корневую систему, выделяют меньше пасоки в единицу времени. Теневые растения выделяют меньше пасоки и на единицу свежего веса надземных частей.

У щирицы в естественных условиях не удалось определить размеры корневой системы. Но был поставлен специальный опыт с подсолнечником в вегетационных сосудах с целью получения корневой системы различной мощности. Посев был произведен в 2 срока — 7 и 19 VIII; таким образом, были получены растения двух возрастов — 12-

ТАБЛИЦА 1

Дата	Вариант	Вес надземной части в г	Количество пасоки за 10 минут		
			в см³	на 100 г свежего веса надземных частей	теневые в % от световых
27 VII	1. На свету	39	0.44	1.13	100
	2. В тени	32	0.23	0.72	64
	3. В тени	19	0.14	0.74	65
6 VIII	I 1. На свету . . .	13	0.069	0.53	100
	I 2. В тени	17	0.025	0.15	28
	II 1. На свету . . .	30	0.290	0.97	100
	II 2. В тени	30	0.045	0.15	16
	III 1. На свету . . .	50	0.500	1.00	100
	III 2. В тени	40	0.240	0.60	60

и 24-дневные. Часть растений 1-го срока выращивалась на солнце, часть в тени кустарника. Накануне опыта, 31 VIII, все растения были поставлены в одинаковые условия освещения и температуры. Получены следующие результаты (все результаты опытов в сосудах средние из 3—5-кратной повторности).

ТАБЛИЦА 2

Условия выращивания подсолнечника	Сырой вес надземной части в г	Сухой вес в г		Количество пасоки в среднем за 1 час на 1 растение в см³	Выделение пасоки на 1 г	
		надземной части	корней		сырого веса надземной части	сухого веса корней
Возраст 24 дня; выращенный на свету	7.1	0.92	0,415	0.113	0.016	0.272
Возраст 24 дня; выращенный в тени	4.8	0.33	0.066	0.046	0.009	0.696
Возраст 12 дней; выращенный на свету	1.8	0.13	0.052	0.023	0.023	0.442

С уменьшением веса надземных частей и корней падает количество выделяемой пасоки. Полного соответствия нет. Менее резкое падение плача, чем веса корней у молодых и, особенно, у теневых растений, вполне понятно: у более старых и у световых растений в корневой массе сильно возрастают более утолщенные одревесневшие и проводящие части, так что увеличение поглощающей поверхности отстает от общей массы, отсюда и поглощение на единицу корневой массы у старых световых растений падает. Особенно повышена активность корней на единицу их веса у теневых растений. Еще опыты Максимова (1924) показали, что у теневых растений не только слабее развита корневая система, но и слабо развиты проводящие пути. Отсюда корневая система у них будет состоять главным образом из деятельных частей, и создается впечатление большей ее активности. Но если бы и у световых растений вычесть вес грубых частей, активность у них на единицу веса корней была бы, вероятно, не меньше.

Таким образом, выделение пасоки, повидимому, даже точнее характеризует поглощающую поверхность, чем общий вес корней, вносит как бы поправку на данные веса.

В общем при использовании данных плача надо учесть то обстоятельство, что количество выделяемой пасоки может отражать одновременно несколько моментов: 1) размер поглощающей поверхности, 2) влияние предшествующих внешних условий на строение и осмотические свойства корневой системы и, наконец, 3) состояние условий водоснабжения в момент испытания. Если сравнивать растения, выращенные в разных условиях, мы получаем уравнение с несколькими неизвестными: изменение плача может происходить частично за счет всех этих изменений.

Однако в известных случаях может быть небезинтересно получить хотя бы суммарную оценку влияния каких-либо условий на водоснабжающий аппарат. И в данном опыте можно, например, сделать общий вывод, что надземные части теневых растений, при кажущейся большей активности корневой системы, хуже обеспечены водой, чем световые.

В другом опыте, результаты которого приведены в табл. 3, подсолнечник выращивался 34 дня: 1) на свету, 2) в тени, 3) на свету при пониженной влажности. Накануне измерения плача, 9 IX, все растения были обильно политы до одного веса. Случайно совпало, что и пониженная влажность почвы и затенение оказали совершенно одинаковое угнетение на сырой вес надземных частей — вместо 10.7 г контроля на свету растения второго и третьего варианта весили в среднем по 7.3 г. Но корневая масса была значительно более угнетена у теневых растений, чем у световых, вместе с тем и выделение пасоки у них было более снижено.

ТАБЛИЦА 3

Условия выращивания подсолнечника	Сырой вес надземной части 1 растения в г	Сухой вес корневой системы 1 растения в г	Выделено пасоки на 1 растение за 1 час в см^3	Количество пасоки, выделенное на 100 г	
				сырого веса надземной части	сухого веса корней
Выращенный на свету	10.5	0.82	0.066	0.63	8
Выращенный на свету при пониженной влажности	7.3	0.40	0.048	0.65	12
Выращенный в тени	7.3	0.12	0.032	0.44	27

Полного соответствия в плаче и весе корней мы опять-таки не находим: у теневых растений плач на единицу веса корней будет больше, вследствие большей нежности корневой системы; у растений, выращенных на пониженной влажности, наоборот, вследствие действительно большей «активности» корней. Таким образом, плач отображает всю сумму факторов, влияющих на поглощение.

Наконец, желая проверить, насколько выделение пасоки может служить показателем степени повреждений, например при культивации, было проведено несколько опытов с подрезкой корневой системы. С одной стороны испытуемого растения делался вертикальный надрез почвы ножом на глубину 8—9 см и на расстоянии 10 см, 5 см и 1—2 см от корневой шейки. В табл. 4 приводим результаты одного из опытов. Выделение пасоки учитывалось до и после подрезки корней.

ТАБЛИЦА 4

№№ опытов	Варианты опыта	Количество выделенной пасоки	
		за 10 минут в см^3	в % от цельной корневой системы
1	а) Крупное растение щирицы; цельная корневая система	0.73	100
	б) То же; корневая система подрезана на расстоянии 10 см от шейки	0.63	86
	в) То же; корневая система подрезана на расстоянии 3 см от шейки	0.47	64
2	а) Среднее растение щирицы; цельная корневая система	0.44	100
	б) То же; корневая система подрезана около самой шейки (надрезом захвачен искривленный главный корень)	0.02	4.5
3	а) Маленькое растение дурмана (4 листа); цельная корневая система	0.15	100
	б) То же; корневая система подрезана на расстоянии 5 см от шейки	0.06	40

Исключительно резкое падение плача во втором примере было не случайным: надрез захватил на глубине 5—6 см искривленный главный корень, и растение оказалось почти совершенно лишенным корневой системы.

Из этих данных видно, что истечение пасоки чутко реагирует на повреждение корневой системы, во всяком случае не менее чутко, чем корневое давление. Методически же учет вытекающей пасоки значительно проще измерения корневого давления по Леонарду.

Для учета вытекающей пасоки можно использовать просто градуированные на 0.01 куб. см пипетки с резиновой трубкой, в которых отсчеты можно вести с точностью до 0.002—0.003 куб. см. На трубку надевается зажим Мора, и в нее засасывается столько воды, чтобы мениск появился в пипетке. Затем трубка быстро надевается на свежесрезанный бритвой пенек, и пипетка устанавливается горизонтально. Если трубка надевается не очень плотно на пенек, можно ее затянуть покрепче ниткой. Сразу же делается первый отсчет, и затем отсчеты повторяются, удобнее всего через определенные промежутки времени: для крупных растений, со свежим весом не менее 15—20 г, отсчеты можно делать через 10 минут, для растений менее 15—10 г — через 20—30 минут; для крупных растений, выделяющих много пасоки (например бахчевые), можно приставлять колбу для сбора вытекающей пасоки.

Определив нормальный ход выделения пасоки (через 2—3 отсчета), производят испытуемую операцию — культивацию, рыхление и т. п., затем продолжают отсчеты 2—3 раза.

Конечно, как и при всяком учете физиологического процесса, надо соблюдать ряд предосторожностей. Воду для заполнения резиновой трубки надо брать с температурой, соответствующей таковой воздуха, так как при нагреве или охлаждении изменяется ее объем, что может исказить результаты отсчетов. Нужно стремиться к тому, чтобы промежуточное скрепление между пеньком и пипеткой было возможно короче, чтобы избегнуть излишнего «холостого» объема воды — источ-

ника ошибок. Вся установка должна быть защищена от нагрева прямыми солнечными лучами. Наконец, нужно следить за тем, чтобы при надевании трубки в пространство между пеньком и мениском не попал воздух, так как с колебаниями в температуре объем воздуха изменяется еще больше, чем объем воды.

Что касается количества пасоки, то 3—5-недельные растения подсолнечника при 7—10 г свежего веса выделяли, в зависимости от условий, от 0.03 до 0.12 куб. см пасоки в 1 час. По данным Гроссенбахера (Grossenbacher, 1939), 4-недельный подсолнечник выделял до 0.03 куб. см за 1 час; просо и суданка по нашим наблюдениям в фазе 6—7 листьев, при свежем весе в 4—6 г, выделяли около 0.05 куб. см в 1 час.

При пересчете на 100 г свежего веса корней тыква, по Крафтсу, выделяла за 1 час 5.5 куб. см. По нашим наблюдениям, считая, что корневая система на свету составляет около 40% от веса надземных частей, щирица на 100 г свежего веса корней выделяла 7—12 куб. см пасоки. Все это — величины вполне уловимые для учета.

Надо иметь в виду, что индивидуальные растения иногда капризничают; на общем фоне положительного давления некоторые растения несколько минут или часов совсем не выделяют пасоки или даже обнаруживают отрицательное давление, поэтому повторность должна быть достаточная, и резко уклоняющиеся экземпляры надо браковать. Обычно в течение первых 2—3 часов выделение держится на одном уровне, за сутки же плач обнаруживает определенный ход с максимумом в дневные часы и минимумом ночью. Такой же суточный ход был обнаружен Гроссенбахером, Уайтом (White, 1938) и др. В связи с этими колебаниями надо, наряду с опытными растениями, иметь и контрольные, чтобы учесть относительные изменения плача во времени.

Надо также учесть, что некоторые растения вовсе не обнаруживают плача. Имеются также указания, что в известном возрасте плач замедляется и совсем прекращается. Прежде чем применять метод плача, надо выяснить эти моменты для данной культуры.

ТАБЛИЦА 5

Выделение пасоки главным побегом щирицы и мышея в связи с отсасывающим действием боковых побегов (в см^3 за 10-мин. промежутки)

Опыты	Условия	Выделение пасоки
Опыт I, 26 VII Щирица	До обрезки нижних веток	0.09
	После обрезки нижних веток	0.16
Опыт II, 27 VII Щирица	До обрезки нижних 3-х веток	0.09
	После обрезки 1-й и 2-й веток	0.13
	После обрезки 3-й ветки	0.20
Опыт III, 26 VII Мышей	При облачной погоде	0.20
	После появления солнца:	
	первые 10 мин.	—0.12
	вторые 10 мин.	—0.17

Труднее работать с растениями, дающими несколько побегов от основания, как, например, злаки, картофель. Либо надо надевать трубки на все побеги, либо просто удалять излишние, но как это отразится на плаче учитываемого побега, требует еще проверки. Оставлять же побеги нельзя, как мы убедились на опыте. В табл. 5 приведены данные трех опытов. В двух случаях плач определялся у щирицы, у которой остались боковые ветки у самого основания корневой шейки. Эти ветки оттягивали воду на транспирацию. После их обрезки плач сразу усилился. В третьем случае определялся плач на главном побеге у раскустившегося мышея (*Setaria viridis*) первоначально при облачной погоде. Пасока выделялась нормально. Как только выглянуло солнце, боковые побеги начали усиленно транспирировать и оттягивать воду от пенька главного побега, что обусловило не только замедление плача, но даже перемену давления с положительного на отрицательное.

Заключение и выводы

В практике физиологии растений отсутствует сравнительно простой и быстро выполнимый метод оценки мощности корневой системы как общей, так и, в особенности, деятельной ее части в почвенных условиях. В связи с этим нами была проработана возможность использования учета скорости выделения пасоки из срезанного пенька для характеристики мощности корневой системы.

Из приведенных выше опытов видно, что количество вытекающей из пенька пасоки в известных пределах следует за мощностью корневой системы. Полного соответствия между весом корней и количеством пасоки нет.

Однако сопоставление отступлений величины плача от весовых показателей с особенностями строения корней испытанных вариантов заставляет предполагать, что корректив, вносимый в весовые данные учетом количества выделенной пасоки, приближает нас к характеристике мощности не всей, а деятельной части корневой системы. А так как во многих случаях нас даже больше интересует характеристика именно деятельной части, то плач растения может дать не только не менее, но даже более интересные данные для оценки корневой системы, чем весовой показатель.

К тому же определение плача легче и быстрее выполнимо. Поэтому с такими растениями и в таких условиях, где удастся добиться нормального плача, можно применять учет количества выделяемой пасоки для характеристики корневой системы.

Открытым пока еще остается вопрос, насколько точно количество выделяемой пасоки соответствует активной поверхности. К проверке этого вопроса мы и приступили. Для этого надо, казалось бы, просто сопоставить выделение пасоки с результатами точной оценки поглощающей поверхности, хотя бы в водных культурах, взяв за основу метод, например, Колосова (1939); однако, дело не так просто разрешается, так как до сих пор у нас все же нет полной уверенности в действительной правильности и точности метода определения деятельной поверхности, с которым нам надо сопоставлять плач; нет уверенности в полном соответствии зоны поглощения синьки и воды и в соответствии интенсивности поглощения этих разных веществ по всей зоне. Это требует еще дополнительной проработки.

Возможно, что учет количества выделяемой пасоки позволит оценивать влияние на корневую систему разных поливных норм, различных приемов междурядной обработки, позволит учитывать степень повреждения сорняков различными орудиями обработки и т. п. Весьма вероятно,

что этот же прием позволит характеризовать суммарно водоподающую способность корневой системы разных сортов и в различных экологических условиях. Но для такого рода определений, очевидно, придется проработать «уравнительные условия» для постановки испытания, так как добиться плача можно только в определенных условиях.

На основании полученных в настоящей работе данных можно сделать следующие выводы.

1. С увеличением мощности корневой системы данной культуры увеличивается количество выделяемой пасоки.

2. Полного соответствия между весом корневой системы и плачем нет. У вариантов с нежной корневой системой, у которых весовая доля участия недеятельных проводящих и механических элементов меньше (молодые или теневые растения), а также у растений, выращенных на пониженной влажности, выделение пасоки на единицу сухого веса корней увеличивается.

3. На единицу свежего веса надземной массы теневые растения хуже обеспечены корневой системой, чем световые.

4. Из второго вывода можно заключить, что плач вносит корректив в весовой показатель корневой системы, приближающий нас к оценке именно деятельной части. Но точно ли соответствует количество выделяемой пасоки деятельной поверхности корневой системы, — это требует еще экспериментальной проверки.

5. В связи с вышеизложенным можно считать учет количества выделяемой пасоки у тех культур и в тех условиях, где плач обнаруживается, методом, пригодным для ориентировочной характеристики мощности деятельной части корневой системы в почвенных условиях.

6. Учитывая, что энергия выделения пасоки зависит не только от поверхности, но и от целого ряда других физиологических и анатомических особенностей культуры и от условий, влияющих на эти особенности, метод этот пока-что может служить лишь для относительной оценки мощности поглощающей части корневой системы в пределах данной культуры и условий.

ЛИТЕРАТУРА

Crafts A. S. Further studies on exudation in cucurbits. Plant Phys., 1936, *11*, № 1, p. 63—80. — Grossenbacher K. A. Diurnal fluctuation in root pressure Plant Phys., 1938, *13*, № 4, p. 669—676. — Grossenbacher K. A. Autonomic cycle of rate of exudation of plants. Amer. Journ. of Bot., 1939, *26*, № 2, p. 107—109. — Колосов И. Способ определения поглощающей поверхности корней. Сов. агрон., 1939, № 12, стр. 46—53. — Leonard O. A. Use of root pressures in determining injury to roots by cultivation. Plant Phys., 1944, *19*, № 1. p. 157—163. — Максимов Н. А., Е. В. Лебединцева и Т. А. Красносельская-Максимова. О влиянии условий освещения на развитие и деятельность корневой системы. Изв. Гл. Бот. сада, 1924, *23*, I—II. — Рихтер А. А. Пропускная способность корневых систем. Краткий отчет о работе Отделения прикл. бот. за 1924 г., Сарат. обл. с.-х. оп станция, 1925, стр. 9—10. — Weaver J. E. and Bruner W. E. Root development of vegetable crops. Mc Graw Hill Book Co, New York. 1927, 351 p. — White P. R. „Root pressure" — an unappreciated force in sap movement. Amer. Journ. of Bot., 1938 *25*, № 3, p. 223—227.

Саратовский Государственный университет
Ботанический кабинет

I. Krassovsky

UTILISATION OF ROOT EXUDATION AS ESTIMATE OF THE ROOT SYSTEM AND ITS ACTIVITY

Summary

1. With increasing vigour of the root system of a given plant variety or species the quantity of root exudate excreted from the cut stump per unit of time increases (tables 1—4).

2. There is no complete correlation however between the weight of the root system and the quantity of root exudate. In a series of experiments carried out in the present work, in plants having a fibrous root system with a lesser share of the weight of inactive conductive and mechanical elements (young plants or shade plants — table 2 and 3), and also in plants cultivated at a low moisture content of the soil (table 3) obviously possessing a higher osmotic pressure and sucking power, he root exudation per unit of the fresh root weight was higher.

3. The root exudate supply per unit of the fresh weight of the tops is lesser in shade plants than in light ones (table 1). This coincides with the general observation, confirmed in the present work as well, that the root system of shade plants is more weakly developed than in light ones.

4. From the second item it may be concluded that the discrepancy between root exudation and root weight not only does not mislead us but on the contrary, introduces a corrective in the weight index of the root system, which draws us nearer to the evaluation just of that part of the root system, which is more important — its active absorbing area.

As to the exactness of the correlation between the quantity of root exudate and the active surface area of the root system — this requires further special experimental verification.

5. In connection with the aforesaid, determination of the quantity of root exudate in such conditions in which this phenomenon is manifested, may be considered as a method for the approximate characteristics of the active surface area of the root system of plants in soil conditions.

6. Having in view that the intensity of root exudation depends not only upon the surface area, but also upon many other physiological and anatomical properties of the plants and upon conditions influencing these properties, this method may serve as yet only for the relative estimation of the absorbing root surface area, and further — more, within the limits of a given plant species and of definite conditions.

A wider application of the method requires further elaboration.

И. А. Киселев

К МОРФОЛОГИИ, ЭКОЛОГИИ, СИСТЕМАТИКЕ И ГЕОГРАФИЧЕСКОМУ РАСПРОСТРАНЕНИЮ СИНЕЗЕЛЕНОЙ ВОДОРОСЛИ *CYANOTHRIX* FRÈMY I. Kiseel. ampl. I. Kissel.

С 12 рисунками

(Получено 4 VII 1946)

При обработке материалов по сеяному планктону, собранных в 1934 и 1935 гг. в северо-восточной части Каспийского моря и в его заливах Комсомолец (Мертвый Култук) и Кайдак, мною на ряде станций были обнаружены «нити» одной своеобразной синезеленой водоросли, несомненно принадлежащей к описанному в 1927 г. Гарднером (Gardner) с острова Порто-Рико роду *Cyanothrix* и позже (в 1934 г.) переименованному, как гомоним, де-Тони (J. de Toni) в род *Johannesbaptistia*.

Названная синезеленая водоросль по внешнему виду имеет некоторое сходство с наиболее простыми членами сем. *Oscillatoriaceae*, но, за отсутствием плазмодесм между клетками, разделенными промежутками, и недостаточной изученностью, Гарднером, провизорно помещена среди сем. *Chroococcaceae*.

В своей работе по фитопланктону северо-восточной части Каспия с его заливами Комсомолец и Кайдак (Киселев, 1940) я при сравнении найденных мною образцов с описанными Гарднером двумя видами вышеназванного рода, именно *Cyanothrix primaria* и *C. Willei*, установил два новых вида, отличающихся от видов, описанных Гарднером, и друг от друга почти исключительно размерами своих клеток. В то время как *Cyanothrix primaria*, по Гарднеру, имеет клетки 10—15 μ ширины, а *C. Willei* 6—6.5 μ, мои два вида из Каспия имели следующие размеры: *Cyanothrix caspica* 6—9 μ (точнее, 5.5—10.0 μ) ширины, а *C. anabaeniformis* 3.0—3.5 μ (точнее, 2.5—3.5 μ) ширины.

После выхода в свет работы Гарднера появилось еще несколько работ, посвященных той же синезеленой водоросли. В 1928 г. Тайлор (Taylor) описал из Флориды синезеленую, названную им *Nodularia*? *fusca*, которая, по компетентному мнению Фреми (Frémy, 1935) и Друэ (Drouet, 1936), сравнившего материалы, собранные Тайлором, со своими сборами с Галапагосских островов и с *Cyanothrix primaria* из Порто-Рико, несомненно должна быть отнесена к роду *Cyanothrix*, по своим размерам занимая промежуточное место между *Cyanothrix primaria* и *C. Willei*. В 1934 г. де-Тони опубликовал свои соображения по поводу данного Гарднером описанной им синезеленой водоросли родового названия *Cyanothrix*. Поскольку то же самое название было уже использовано Шмидле (Schmidle) еще в 1897 г. для обозначения одной синезеленой, в действительности принадлежащей к роду *Hapalosiphon* (вернее, *Mastigocladus*), то де-Тони предложил, согласно правилам номенклатуры, заменить название *Cyanothrix*, как гомоним, другим

родовым названием, именно *Johannesbaptistia*. Под этим новым названием данная синезеленая и фигурирует в двух последних работах Фреми и Друэ.

Оказывается, эта загадочная форма с не совсем еще ясным систематическим положением является широко распространенной в соленых и солоноватых лужах и лагунах вдоль тропических берегов. Фреми в своей работе сделал обзор синонимики этого рода, согласившись с мнением де-Тони о необходимости переименования рода *Cyanothrix* в род *Johannesbaptistia* и подвергнув критическому разбору факт установления Гарднером двух видов в пределах этого рода.

Изучение материалов, доставленных из Алжира и Аргентины, позволили Фреми не только дополнить, но в ряде пунктов даже видоизменить взгляды Гарднера. Нахождение им нитей, во много раз превышающих длину, установленную Гарднером, заставило Фреми подозревать, что Гарднер имел дело с нитями или молодыми или оборванными, и это давало ему, несмотря на отсутствие плазмодесм, как будто некоторое основание поместить род *Johannesbaptistia* не среди Chroococcales, как это делает Гарднер, а среди Hormogoniales, между родами *Oscillatoria* и *Lyngbya*. На некоторое сходство с *Oscillatoriaceae* указывал также факт отсутствия у клеточных рядов *Johannesbaptistia* иногда характерных для них слизистых влагалищ.

Нахождение же в обработанных Фреми материалах клеток, весьма варииирующих в своей толщине, со всеми переходами от 5.4 до 16.3 μ, заставило его усомниться в самостоятельности двух видов, описанных Гарднером исключительно на основании разницы в размере клеток, и объединить их, присоединив сюда и *Nodularia? fusca* Taylor, в один вид под названием *Johannesbaptistia Gardneri* Frémy n. comb. К тому же выводу приходит и Друэ при изучении материала с Галапагосских островов и при сравнении их с образцами с острова Порто-Рико, подвергнутых им тщательным измерениям. Ни те, ни другие не обнаруживали никакой морфологической разницы, и те и другие в отношении ширины клеток сильно варьировали. Единственное отличие заключалось в том, что амплитуда колебаний ширины клеток у образцов с Галапагосских островов была меньше, чем у тех же с Порто-Рико, а именно: ширина клеток у первых была 4—11.5 μ (максимальное количество нитей имело клетки 6.5—8.5 μ ширины), у вторых 4—17.5 μ (максимальное количество нитей было с клетками 6.5—10.5 μ ширины).

Напомним, что ширина клеток в материалах, обработанных Фреми из Аргентины и Алжира варьировала от 5.4 до 16.3 μ, а в материалах Тайлора с *Nodularia? fusca* из Флориды — от 6.5 до 10.3 μ. Такая разница в амплитуде колебания размеров клеток у образцов из разных мест, по мнению Друэ, может быть объяснена различиями в условиях местообитания.

Кроме того, по данным Друэ, ширина клеток далеко не одинакова даже в пределах одного и того же клеточного ряда; так, у типичного *Cyanothrix primaria* Gardner ширина клеток изменялась в одной и той же нити от 9 до 13 μ. На основании всего вышеизложенного Друэ, как и Фреми, считает, что здесь мы имеем дело с одним вариабильным видом, за которым Друэ сохраняет название, установленное де-Тони, а именно — *Johannesbaptistia primaria* (Gardner) J. de Toni. Что касается способа размножения данной синезеленой, то Фреми считает верными те соображения, которые по этому поводу высказывает Гарднер, считавший у *Cyanothrix* вероятным факт растворения влагалищ в освобождении отдельных клеток, прорастающих в новые нити, как это, например, имеет место у Chroococcales. По наблюдениям Фреми, изолированные клетки, находящиеся в процессе деления, —

явление исключительно редкое у данной синезеленой; их отделение от остальной части нити, надо полагать, происходит чисто случайно, в результате механического повреждения (травмы). Кроме того, связь между отдельными клетками благодаря склеивающему промежуточному веществу настолько прочна, что она не исчезает даже тогда, когда влагалища отсутствуют.

Деление клеток происходит в одной плоскости с помощью поперечных перегородок, перпендикулярно к оси клеточного ряда.

Размножение нитей происходит, как у *Oscillatoriaceae*, путем фрагментации клеточного ряда. Фреми нередко наблюдал участки «нитей», заканчивающиеся клетками тупо-конической формы или особыми тельцами, имеющими форму вогнутых или выпукло-вогнутых клеток.

Такие участки привлекали к себе внимание тем, что они иногда обнаруживали уклонение в сторону от продольной оси «нити», как бы «ожидая» того момента, когда влагалище растворится, чтобы им отделиться от ткани остальной «нити». Нахождение таких участков в свободном состоянии, отличающихся своей небольшой длиной и присутствием на концах клеток конической формы, а также нахождение «нитей», заканчивающихся вогнутыми клетками (менисками), указывало, по мнению Фреми, на факт отделения, которое произошло недавно в этом месте.

Образование же вогнутых клеток, по Фреми, обусловливается очень интенсивным делением клеток, благодаря которому некоторые клетки оказываются сжатыми в виде менисков. Участки клеточных рядов, ограниченные на своих концах такими менисками, при своем удлинении в обе стороны, дабы не оказаться слишком сжатыми, отклоняются (смещаются) в сторону от оси «нити» и отделяются. В том факте, что комплексы клеток у *Johannesbaptistia* сильно перешнурованы, Фреми склонен видеть признак не родовой, а биологический, который иногда имеет место и у *Oscillatoriaceae* (см., например, описанная им *Lyngbya infixa*).

Останавливаясь на этих наблюдениях Фреми, дающих последнему как бы право сближать *Johannesbaptistia* с *Oscillatoriaceae*, Друэ, однако, находит пока преждевременным переносить данный род сюда и оставляет его среди *Chroococcaceae*. Наблюдения Друэ над одним небольшим скоплением «нитей» в образце № 123 с Галапагосских островов давало ему основание предполагать, что в будущем, при наличии более подходящего материала, можно будет наблюдать деление клеток не только в одной плоскости, перпендикулярной оси «нити», но и в других плоскостях, а это уже будет служить препятствием к тому, чтобы помещать *Johannesbaptistia* между *Oscillatoria* и *Lyngbya*.

По поводу данной синезеленой имеются высказывания и у других альгологов.

Гейтлер (Geitler) в своей сводке по синезеленым 1932 г., на стр. 456, условно относит двух представителей рода *Cyanothrix*, установленных Гадрнером, к *Chamaesiphoneae*, вследствие некоторого сходства их с видами сем. *Endonemathaceae*, хотя здесь же он прибавляет, что лучше было бы их отнести к сем. *Entophysalidaceae*.

Голлербах (1934), отмечая сходство *Cyanothrix primaria* и *C. Willei* с описанной им трубчатой синезеленой *Tubiella*, отличающейся лишь своими эллипсоидно-удлиненными (овальными) и закругленно-цилиндрическими клетками от округло-дисковидных клеток *Cyanothrix*, относит их к сем. *Entophysalidaceae* Geitler.

Еленкин в своей монографии по синезеленым (1938), касаясь подробно систематического положения *Tubiella*, останавливается и на *Cyanothrix*, высказывая мысль о возможности отнесения этого рода вместе с родом *Tubiella* к устанавливаемому им новому сем. *Tubiellaceae* и к новому порядку Tubiellales.

Переходя к собственным наблюдениям, произведенным над материалом, собранным в северо-восточной части Каспийского моря, остановимся на некоторых морфологических особенностях наших образцов.

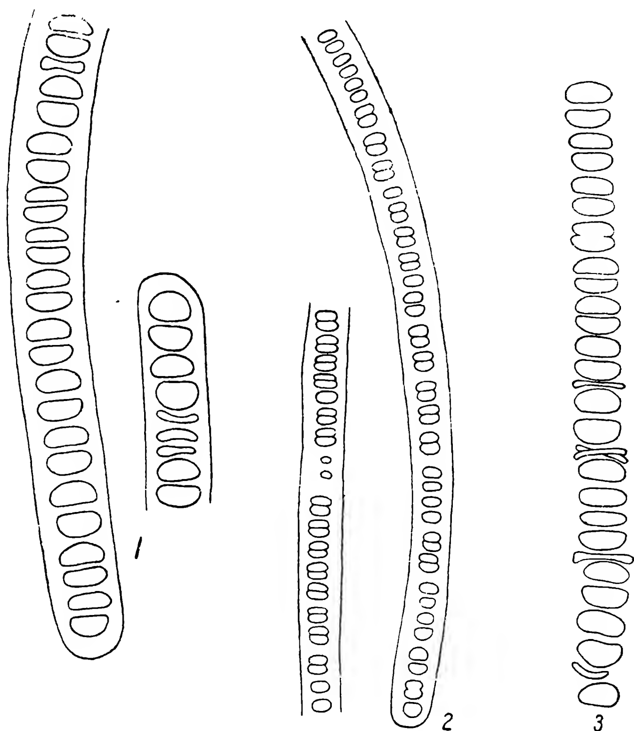


Рис. 1—3.

Нами были находимы очень длинные «нити», достигающие нескольких миллиметров в длину, прямые или изогнутые, с хорошо заметными (рис. 1, 11, 12) бесцветными или окрашенными в желтый цвет, влагалищами (особенно у *Cyanothrix anabaeniformis*, рис. 2), или со слабо заметными, почти отсутствующими (например у *Cyanothrix caspica*; рис. 3, 4, 5, 7, 8). Иногда встречались «нити» со значительными участками влагалищ, совершенно лишенными клеток, хотя связь благодаря наличию слизи между удаленными друг от друга рядами клеток все же сохранялась (рис. 5). Редко в этих опустевших участках влагалищ кое-где сохранялись отдельные клетки или (чаще) их дериваты в виде тонких укороченных телец, имеющих форму палочек или менисков. Иногда наблюдался выход (смещение вбок) отдельных клеток (рис. 6), а также небольших клеточных рядов за пределы ткани «нити», причем связь их с последней все же сохранялась (рис. 4, 7, 8). Реже наблюдался разрыв на одном конце такого сместившегося в сторону участка с образованием как бы ветви, которая в дальнейшем, по-видимому, отрывалась и на другом конце, дав начало новой «нити» (рис. 8).

«Нити» с однорядным расположением клеток дисковидной или эллиптической формы, с гомогенными бледноголубого цвета архипластами. Конечные клетки тупо- или закругленно-конической формы (рис. 1, 11). Тонкие оболочки вокруг каждой пары клеток, как их описывает и изображает Друэ, не были заметны. Нередко в «нитях» среди обычных клеток присутствовали их видоизменения в виде тонких палочек, прямых или дугообразно изогнутых, или в виде менисков, иногда по своей ширине несколько превосходящих ширину нормальных клеток (рис. 3, 5, 9). Один раз (рис. 5) была даже встречена клетка яйцевидной формы, у которой длинная ось была параллельна продольной оси «нити». При внимательном изучении расположения клеток конической или полусферической формы на протяжении всего клеточного ряда получалось впечатление, что они чаще всего образовывались рядом с менисками, обнаруживая иногда в этих местах некоторое смещение (рис. 10) вбок (подмечено и Фреми, и изображено им на рисунке), этим как бы подтверждая мнение Фреми, что мениски являются своего рода разделительными тельцами, способствующими отделению в этом месте небольших участков, ограниченных на концах клетками конической формы.

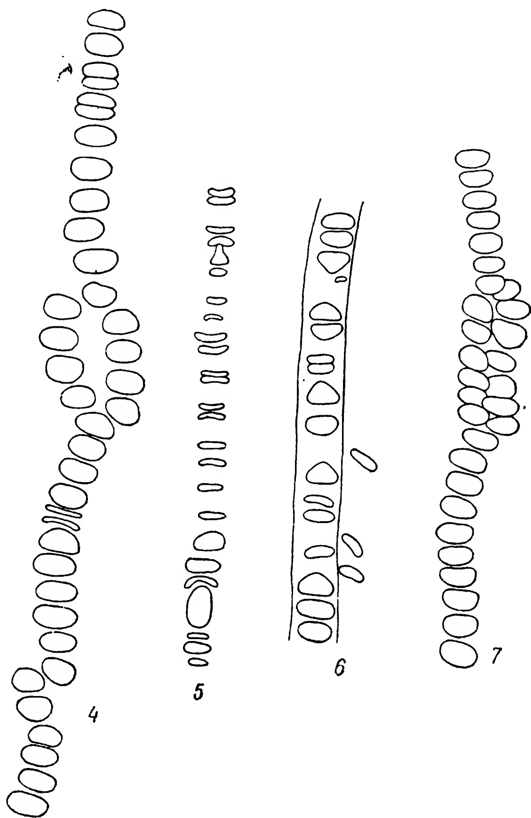


Рис. 4—7.

Что касается размеров клеток, то капийские образцы варьировали в следующих пределах: одни (*Cyanothrix caspica*) имели клетки 5.5—10.0 μ ширины, 2.5—4.0 μ длины (реже 5—6 μ длины, как это имело место у конических клеток), другие (*Cyanothrix anabaeniformis*) от 2.5 до 3.5 μ ширины, 1.5—2.5 μ длины, причем между обоими видами не только не наблюдалось переходов, но они в своем распространении были приурочены к различным местообитаниям; первый встречался в 1934 г. преимущественно в участке северо-восточного Каспия, расположенном вдоль полуострова Бузачи и прилегающем к заливу Комсомолец, где солености не превышали 15—20% (1.5—1.8 Bé), редко он был находим в заливах Комсомолец и Кайдак, будучи заносим туда, вероятно, с нагонным течением; второй, наоборот, в том же 1934 г. встречался почти исключительно в названных заливах при солености 35—41⁰/₀₀ и даже 54.2 и 59.5⁰/₀₀, как это имело место в самом конце Кайдака, в заливе Кара-Кичу. Редко последний вид встречался за пределами заливов в участке вдоль полуострова Бузачи, попадая туда из заливов вероятно со сгонным течением. Любопытно, что в материалах следующего, 1935 года, первый вид совершенно отсутствовал, тогда как второй был распространен не

только в заливах, но и в районе острова Дурнева при соленостях, равных 20.4—27.6⁰/₀₀.

При установлении в 1936 г. указанных двух новых видов рода *Cyanothrix* я не имел тогда под руками работ Фреми и Друэ, где весьма убедительно доказывалось, что Гарднер имел дело не с двумя, а с одним сильно вариирующим в отношении размеров клеток видом. Теперь, когда выяснились те пределы, в которых может вариировать у изученной Фреми и Друэ синезеленой ширина клеток, описанный мною вид *Cyanothrix caspica* оказался вполне укладывающимся в рамки расширенных диагнозов, приводимых у Фреми и Друэ, и, следовательно, утратившим право на самостоятельное существование. Что касается другого вида, описанного мной под названием *Cyanothrix anabaeniformis*, то размеры его клеток настолько малы, что выходят за пределы даже тех минимальных величин, которые устанавливает Друэ для своих галапагосских образцов, однако они не настолько малы, чтобы препятствовать нам несколько расширить пределы возможных колебаний ширины клеток у *Cyanothrix*, установив вместо 4—17.5 μ, даваемых Друэ, 2.5—17.5 μ и таким образом упразднив и наш второй вид как самостоятельную единицу. Всего вероятнее, что и в Каспийском море мы имеем дело с тем же полиморфным в отношении размеров клеток видом, которому Фреми дал название *Johannesbaptistia Gardneri*, а де-Тони и Круэ — *Johannesbaptistia primaria*. Вернее, пожалуй, будет рассматривать установленные нами ранее для Каспия два отдельных вида *Cyanothrix* (= *Johannesbaptistia*) как экологические модификации одного и того же вида, обязанные своим существованием различию в условиях их местообитания (прежде всего различию соленостей).

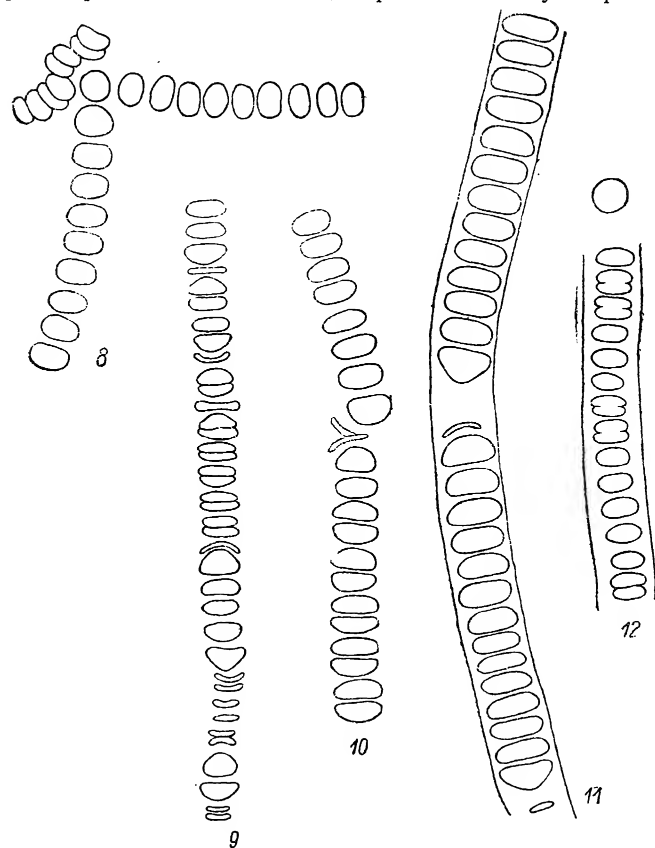


Рис. 8—12.

По своей экологии названная синезеленая является формой солоноватоводной, способной переносить весьма высокие концентрации солей, доходящие, по нашим данным, почти до 60 ⁰/₀₀. Это форма полупланктическая, обитающая среди других нитчатых водорослей, покрывающих дно мелких сильно прогреваемых соленых и солоноватых лагун и мелководных, тоже хорошо прогреваемых участков внутренних морей.

В отношении своего географического распространения указанная синезеленая представляет большой интерес. До сих пор известные места нахождения ее следующие: Флорида (материалы, обработанные Тайлор), остров Порто-Рико (материалы, обработанные Гарднер), Галапагосские острова (материалы, обработанные Друэ), Голландская Западная Индия (Аргентина) и Алжир (материалы, обработанные Фреми) и северо-восточная часть Каспийского моря с заливами Комсомолец (Мертвый Култук) и Кайдак (материалы, обработанные Киселевым).

В заключение я позволю себе привести те соображения, которые высказал А. А. Еленкин в своем отзыве по поводу данной работы. Еленкин считает правильным сохранить за названной синезеленой прежнее название, данное Гарднером, — *Cyanothrix*, поскольку такой гомоним, как *Cyanothrix vaginata* Schmidle давно уже сдан в архив, как синоним другой синезеленой — *Mastigocladus laminosus* Cohn. Еленкин решительно восстает по чисто принципиальным соображениям (отсутствие у *Cyanothrix* плазмодесм) против включения *Cyanothrix* в отдел *Hormogonae* и вышеизложенные соображения Фреми по этому поводу считает совершенно неосновательными. Он считает безусловно необходимым отнести этот род к отделу *Chroococceae* и, может быть, включить в его порядок Tubiellales, если принять в нем, наряду с сем. *Tubiellaceae*, существование на правах отдельного монотипного семейства еще другого сем. *Cyanothrichaceae*. Среди *Chroococceae* род *Cyanothrix*, как и род *Tubiella*, будет служить одним из немногочисленных известных до сих пор звеньев, занимающих промежуточное положение между примитивными нитевидными представителями *Chroococceae* и простыми нитевидными формами *Hormogoneae*. В пользу такого сближения *Cyanothrix* и *Tubiella* говорят следующие общие признаки: сходный облик и консистенция слизистых трубок, нормально однорядное расположение клеток в трубках, отсутствие плазмодесм, поперечное деление клеток и сходный процесс смещения клеток, приводящий у *Tubiella* к ложной многорядности, а у *Cyanothrix* — к ложной двурядности. Против сближения имеются такие отличия: образование у *Cyanothrix* менисков, отсутствующих у *Tubiella*, фрагментированное размножение комплексами клеток, а у *Tubiella* размножение путем выхождения отдельных клеток из слизистых трубок. Указанные существенные отличия, по мнению Еленкина, не позволяют включить *Cyanothrix* в сем. *Tubiellaceae*, но не препятствуют включению его в порядок Tubiellales в качестве особого семейства, особенно, если допустить, в случае редукции фрагментарно возникшего комплекса клеток до немногих и до одной клетки, возможность прорастания последних и возможность размножения у *Tubiella* не только отдельными клетками, но и комплексами клеток.

Еленкин согласен с упразднением всех описанных до сих пор видов рода *Cyanothrix* и с установлением одного вида под таким названием: *Cyanothrix Gardneri* (Frémy) I. Kissel. ampl. I. Kissel., при условии сохранения в пределах этого вида в качестве экологических модификаций следующих форм: 1) forma *primaria* (Gardner) Frémy, 2) forma *Willei* (Gardner) Frémy, 3) forma *fusca* (Taylor) Frémy, 4) forma *caspica* I. Kissel., 5) forma *anabaeniformis* I. Kissel.

Присоединяясь к вышеуказанным взглядам А. А. Еленкина по поводу систематического положения *Cyanothrix*, я все же нахожу пока условным включение этого рода в отдел *Chroococceae* и притом только лишь в качестве рода с «неясным положением». Для окончательного решения вопроса о систематическом положении *Cyanothrix* необходимы дальнейшие наблюдения над материалом, не фиксированным, а живым,

на котором должен быть проверен факт отсутствия плазмодесм и точно установлен способ размножения.

ЛИТЕРАТУРА

Drouet Francis. *Myxophyceae* of the G. Allan Hancock expedition of 1934, collected by WM. R. Taylor. The Hancock pacific expedition, *3*, № 2, 1936. — Еленкин А. А. Синезеленые водоросли СССР. Специальная часть, I, 1938. — Frémy Abbé P. Trois *Cyanophycees* nouvelles pour l'Afrique du Nord. Bull. Soc. Hist. Naturelle Afr. Nord. 26 (4). 1935. — Gardner N. L. New *Myxophyceae* from Porto-Rico. Mem. New York Bot. Gard., 7, 1927. — Geitler L. *Cyanophyceae*. In Rabenhorst's Kryptogamen-Flora Deutschlands, Oesterreichs u. d. Schweiz, 14, 1932. — Голлербах М. М. Новые виды и формы синезеленых водорослей, обнаруженные в почве. Тр. Бот. инст. Акад. Наук СССР, сер. II, вып. 2, 1934. — Киселев И. А. Фитопланктон северо-восточного Каспия с его заливами Комсомолец (Мертвый Култук) и Кайдак. Тр. КАСП, III, 1940. — Schmidle W. Algologische Notizen. III. Allgem. Bot. Zeitschr., III Jahrg., № 3, 1897. — Taylor W. R. The marine algae of Florida with special reference to the Dry Tortugas. Carnegie Inst. of Washington, publ., № 379, 1928. — Toni J. de. Noterelle di nomenclatura algologica. I. Alcuni casi di omonimia (Miscoficee), 1934.

I. Kisselew

ON THE MORPHOLOGY, ECOLOGY, SYSTEMATIC AND GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF THE *CYANOTHRIX GARDNERI* (FRÉMY) I. KISSEL. AMPL. I. KISSEL.

The above blue-green Algae relating to its geographical distribution represents much interest. At present are known the following places, in which this genus occurs: Porto-Riko (Gardner, 1927), Florida (Taylor, 1928), Argentina and Algeria (Frémy, 1935), Galapagos islands (Drouet, 1936) and North-East of Caspian Sea with its gulfs Komsomoletz and Kajdak (Kisselew, 1940).

All species of *Cyanothrix* are inhabitants of brackish waters, capable of live in the water of very high salinity, to 59.5$^0/_{00}$; they occur among the filamentous Algae, which cover the bottom of the shallow salt and brackish lagoons or one of shallow parts of the Seas.

The Revision of the described in Literature species of *Cyanothrix* shows, that there is a single polymorphical species under the above name, at which the breadth of the cells varies from 2.5 to 17.5 μ (Drouet, l. c., from 4 to 17.5 μ) and within which as the ecological modifications are considered the following forms: f. *primaria* (Gardner) Frémy, f. *Willei* (Gardner) Frémy, f. *fusca* (Taylor) Frémy, f. *caspica* I. Kissel and f. *anabaeniformis* I. Kissel. The writer found in materials from Caspian Sea the very long straigth or arcuate filaments with a conspicuous yellowish or colorless sheaths, or without distinct sheath. The cell within filaments situated in a single row. Plasmodesms absent. Division of the cells is transverse. The writer has observed also sometimes ihe declinension (deplacement) of the cells with the formation as it were false bransh, or two row of cells.

The morphological peculiarities (the absence of Plasmodesms) forse to place *Cyanothrix* not among *Hormogonae*, but among *Chroococceae* Elenkin and perhaps to include one in the order Tubiellales Elenkin, because there are the features of ressemblance to the genus *Tubiella* Hollerb., however, as there are doubts in the methods of reproduction and in the absence of the Plasmodesms, the inclusion *Cyanothrix* in the division *Chroococceae* Elenk. must be accepted for the present as conditional and only as the genus of „incertain position".

ТОМ 32 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1947 № 3
TOME 32 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1947 № 3

П. С. Макеев

К ВОПРОСУ О ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ МЕСТОПОЛОЖЕНИЯ СОВРЕМЕННЫХ ЦЕНТРОВ ИНТЕНСИВНОГО ВИДООБРАЗОВАНИЯ РАСТЕНИЙ

(Получено 11 IV 1946)

И. С. Травин в своей статье «Современные центры интенсивного видообразования растений», опубликованной в «Ботаническом журнале СССР», т. 30, № 6, 1945 г., сопоставив данные географического распространения видов диких и культурных растений, обнаружил, что наибольшее количество видов отдельных родов, а также эндемов совпадает с молодыми по возрасту геосинклинальными зонами.

Отсюда он сделал заключение, что молодые геосинклинальные зоны можно рассматривать как современные центры интенсивного видообразования.

Что же касается причинности, обусловливающей эту закономерность усиленного видообразования в геосинклинальных зонах, то автор по существу не дает на это ответа.

Автор пишет: «создание новых видов происходит под влиянием тех факторов, которые действуют и по настоящее время в этих районах»... «интенсивность изменения органического мира прямо связана с силой изменчивости земной коры».

Из этих слов можно заключить, что, по мнению автора, основным фактором, влияющим на видообразование растений, является «сила изменчивости земной коры». Но что следует понимать под «силой изменчивости» и какова ее реальная связь с явлением видообразования, автор не разъясняет.

Едва ли можно допустить, что «сила» в смысле напряжения горных пород, сминающихся на больших глубинах и недрах земной коры, могла бы оказывать какое-либо прямое или даже косвенное влияние на видообразование.

Так же едва ли есть основание под «силой интенсивности» видеть скорость проявления смятий горных пород, ибо и это явление вряд ли может иметь какое-либо прямое и даже косвенное влияние на видообразование.

Я не буду разбирать всех положений, выдвигаемых автором; я только хочу обратить внимание на следующее. Несомненно в распределении на земном шаре центров интенсивного образования видов растений существует закономерность, и она связана с движениями земной коры. Но, во-первых, движения земной коры, обусловливающие интенсивное видообразование растений, совсем необязательно должны происходить, в узком смысле, в геосинклинальных зонах. Во-вторых, влияние на видообразование оказывают не всякие движения земной коры, а только такие, которые дают значительные вертикальные поднятия. В-третьих, прямым фактором, влияющим на видообразование,

является не само движение земной коры, обусловливающее значительные вертикальные поднятия, а порождаемые поднятием вертикальные климатические пояса.

Нельзя отрицать, что климат является основным фактором видообразования, поскольку климат данного участка можно рассматривать как сочетание тепла и влаги, без которых, можно сказать, нет проявления жизни на земле и тем самым и видообразования.

Кажется странным, что И. С. Травин, можно сказать, даже не заикнулся о таком важнейшем факторе видообразования, который не может оставаться неизменным при значительных вертикальных поднятиях земной коры; изменения же климата для растительности, поднимающейся в другие климатические пояса, вместе с подъемом земной коры, естественно не могут не сказаться на видообразовании. Растение, поднимаемое с равнинной местности во вновь возникающие климатические пояса, должно приспособляться к новым условиям или погибать.

Вероятно, что часть видов может и погибнуть при подъеме данной местности, но более вероятно, что подавляющее большинство растений успеет приспособиться к новым условиям, так как процессы подъема земной коры обычно протекают очень медленно, особенно с точки зрения продолжительности жизни, в частности, травяной растительности. Покуда низменность превратится, в процессе подъема данного участка земной коры, в горную область, на ее поверхности сменятся тысячи, если не сотни тысяч поколений того или иного вида растений.

Мне кажется, только в свете данного выше разъяснения несомненно можно утверждать о связи усиленного видообразования растений с движениями земной коры, причем последнее следует рассматривать как косвенный фактор, вызывающий изменение прямого фактора — климата.

Что касается землетрясений и проявления вулканических явлений, то даже последние едва ли можно рассматривать как какие-либо обязательные косвенные факторы видообразования. Оба эти фактора имеют пространственную связь с видообразованием лишь постольку, поскольку они сами связаны с движениями земной коры.

Что основная причина видообразования стоит в связи с изменением климатических условий в вертикальных поясах поднимающихся участков земной поверхности, а не просто в подъеме земной коры, и тем более не стоит в прямой связи с землетрясениями и вулканами, несомненно явствует из того факта, что подъемы земной коры с проявлением вулканизма, и, вероятно, землетрясений имели (и, вероятно, имеют) место в Антарктиде, но никакого видообразования там, в условиях климата вечного мороза, конечно, не происходит.

Отсюда следует сделать заключение, что интенсивность видообразования стоит в прямой связи с возникновением только таких вертикальных климатических поясов, в которых может произрастать растительность, причем интенсивность видообразования проявляется тем больше, чем больше при данном подъеме земной коры возникает вертикальных климатических поясов, и тем больше их различия в сторону более благоприятных условий существования растений. Последнее положение иначе можно сформулировать так: не всякий вертикальный климатический пояс имеет одинаково благоприятное значение для видообразования.

Как известно, в различных климатических зонах количество вертикальных поясов различное. Наименьшее количество вертикальных поясов, не считая климата вечного мороза, в котором, можно

считать, не растет растительность, имеется в климате тайги, выше которого на положении вертикального пояса может располагаться только альпийский климат (аналог тундры). Наибольшее количество вертикальных климатических поясов может быть в поясе пустынь умеренного климата. Здесь на положении вертикальных поясов могут располагаться климаты: полупустыни, степи, лесостепи, широколиственных лесов, хвойных лесов и альпийский, т. е., считая исходный климат, тут до предела вечных снегов могут располагаться семь климатов. При таком же счете в зоне экваториальных влажных лесов может быть пять климатов.

Но в отношении видообразования вертикальные пояса пустынь умеренных широт более благоприятны, чем вертикальные пояса экваториальных влажных лесов.

Вертикальные климатические пояса экваториальной зоны различаются главным образом понижением температур, при сохранении относительно хорошей увлажненности всех поясов.

Вертикальные пояса зоны пустынь умеренного климата отличаются не только понижением температур, но и увеличением влажности. Благодаря последнему обстоятельству, не только в лесных, но и в степном и даже в альпийском поясах условия произрастания растительности лучше, чем в исходном, резко засушливом климате пустынь.

Таким образом, при образовании горных возвышенностей в зоне пустынь умеренного климата растения из области крайне неблагоприятного существования попадают в более благоприятные условия разнообразных климатов вертикальных поясов, а это несомненно не может не содействовать видообразованию.

Из разбора характера вертикальной зональности в различных климатических областях следует сделать следующее заключение. Видообразование имеет тесную связь с возникновением на земной поверхности вертикальных климатических поясов, как следствие поднятий земной коры тектоническими силами. Но тектонические поднятия земной коры не являются обязательным следствием развития геосинклиналей. Поднятия могут быть вызваны эпейрогеническими движениями не складчатых участков земной коры, а жестких глыб, типа Фенноскандии (такой глыбой, в частности, некоторые геологи считают Южный Памир) или подъема древней складчатой зоны, на принципе разломов земной коры — как, например, Тянь-шань или Алтай.

Далее следует иметь в виду, что для видообразования важно, чтобы при подъеме земной коры на образующихся возвышенностях создавались условия, благоприятные для произрастания растительности, и чем разнообразнее будут вертикальные климатические пояса, тем более интенсивно (количественно) может проявляться видообразование.

В области тундр, как было указано выше, горообразовательные процессы исключают видообразование, поскольку в вертикальных поясах образуется только климат вечного мороза.

В умеренных зонах (климаты широколиственных лесов и тайги) условия в вертикальных климатических поясах мало благоприятны для видообразования, так как создается только альпийский климат (аналог тундры), с плохими тепловыми условиями.

Несколько лучшие условия для видообразования создаются в зонах тропических влажных лесов благодаря разнообразию температурных условий, при общей хорошей увлажненности. Наилучшие же условия для видообразования создаются в зонах пустынь умеренного климата (и вообще временно засушливых климатов), поскольку здесь в верти-

кальных климатических поясах создаются разнообразные условия не только по температурам, но и по влажности.[1]

В подтверждение правильности вышеизложенных положений можно сослаться на данные, обобщенные И. С. Травиным.

При просматривании карты распространения основных очагов происхождения культурной растительности резко бросается в глаза, что почти все очаги сосредоточены в горных областях засушливых зон климата пустынь умеренного климата (Иран — Афганистан — горная Средняя Азия), средиземноморского климата (Малая Азия, побережье Средиземного моря, Чили), климата саванн (Перу, северная часть средней Америки, Абиссиния).

Как видно по карте, приложенной к статье Травина, в областях тропических пустынь (где резко выражена постоянная засушливость во всех вертикальных зонах), в областях тайги, широколиственных лесов и даже экваториальных влажных лесов нет очагов происхождения культурной растительности.

Вообще, как указывает Травин, умеренные широты, даже при наличии горных областей, не характеризуются значительным разнообразием видов.

Из данных Травина о среднем количестве видов отдельных родов и о количестве эндемичных видов совершенно ясно намечается закономерность уменьшения разнообразия при движении от засушливых зон к влажным, более холодным.

Так, Памиро-Алайский район имеет среднее количество видов в одном роде 3.7, количество эндемов 63; лежащие севернее имеют соответственно — Тянь-шанский район 3.4 и 20, Алтайский район 3.2 и 12, Ангаро-Саянский 3.2 и 15.

То же самое наблюдается на Кавказе и в Крыму. Южное Закавказье (исходный климат переходный от средиземноморского к пустыням) имеет среднее количество видов на род 2.9, количество эндемов 37, Крым (исходный климат средиземноморский и степной, на севере) имеет соответственно 2.1 и 13.

Преобладание видового разнообразия ясно выражено и между более сухим Восточным Закавказьем (среднее на род 3.3) и влажным Западным Закавказьем (среднее на род 2.8), хотя количество эндемов и преобладает в Западном Закавказье.

Конечно, это очень грубое сравнение, но все же оно ясно показывает, что чем разнообразнее климатические условия, тем разнообразнее видовой состав растений. Это ясно видно даже при сравнении тех же категорий для Европейской части СССР (где отсутствуют пустыни) с Азиатской частью СССР, где имеются пустыни со значительными по высоте горами. В первой области среднее количество видов на род 1.6—2.8, количество эндемов 0.7, а в Азиатской части соответственно 1.9—3.4 и 0.8.

Итак из изложенного выше следует сделать такое общее заключение. Одним из наиболее существенных факторов видообразования является изменение климата под влиянием подъема участков земной коры тектоническими движениями. Наиболее интенсивное видообразование, под влиянием этих причин, имеет место в климатических зонах с ясно выраженной посезонной (летней) засушливостью, т. е. в кли-

[1] Следует иметь в виду, что разнообразие видов относится только к горным областям пустынь умеренных широт, при уничтожении же гор общими процессами денудации условия жизни растений будут ухудшаться, так как на месте гор с разнообразными вертикальными климатическими поясами вновь возникнут низменные места с однообразными условиями пустынь.

матах пустынь умеренных широт, затем в средиземноморском и в климате саванн.

В заключение отметим: нельзя утверждать, как это делает Травин, что вообще зоны земного шара с наибольшей интенсивностью геологической деятельности одновременно являются зонами наиболее интенсивной изменчивости растений. Для арктических широт это неверно: медленные эпейрогенические поднятия нельзя назвать интенсивными зонами геологической деятельности; отсюда нельзя говорить, что современные геосинклинальные зоны вообще являются современными зонами интенсивного видообразования.

В свете накопляющихся данных о характере движений земной коры, даже в складчатых (геосинклинальных) зонах, нет оснований говорить о вспышках геологической деятельности; в частности, складкообразовательные процессы в Альпах начались в меловой период, и нет оснований утверждать, что они закончились в настоящее время, — это процесс очень длительный. Следовательно, едва ли правильно говорить о возникновении мощных волн эволюции под влиянием «геологических волн» и стоять на точке зрения, что в «сравнительно короткий промежуток времени идет интенсивная смена старых форм жизни новыми». Сохранение на многих участках земли в настоящее время реликтовых форм третичного времени едва ли дает основание утверждать о почти одновременности изменения форм на всей Земле.[1]

Институт географии
Академии Наук СССР,
Москва

---

[1] Примечание редакции. Настоящая статья П. С. Макеева, как и опубликованная в нашем журнале (1947 г., № 1) статья С. С. Хохлова «Центры происхождения или географические фокусы видообразования?» являются откликами на работу И. С. Травина «Современные центры интенсивного видообразования растения», также опубликованную в Ботаническом журнале СССР, т. 30, № 6, 1945.

О. А. Ельяшевич

СУКЦЕССИИ В РАЙОНЕ ДНЕПРОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

(Получено 20 VI 1946)

Смены растительного покрова, возникшие под влиянием антропогенного фактора, в современной литературе сравнительно мало освещены, и настоящая статья пытается несколько заполнить этот пробел.

Мы останавливаем свое внимание на тех сменах растительности, которые возникли под влиянием строительства Днепровской плотины и последующего ее разрушения во время войны.

Район порожистой части Днепра характеризуется развитием процессов древней эрозии. Широкие положистые склоны водораздела в нижних частях постепенно снижаются к мощным системам сильно разветвленных балок, резко увеличивая уклон только около последних. Таким образом, балочные долины имеют в поперечном разрезе выпуклые контуры, столь характерные для районов эпейрогенических поднятий. Балочные поймы проточного или слабопроточного грунтового питания; луга свежие или влажные; засоление карбонатное.

Почвенный покров на водоразделах и склонах балок — обыкновенный легко-суглинистый чернозем, смытый в большей или меньшей степени, иногда вплоть до подстилающего лёсса, который характеризуется чрезвычайно легким механическим составом. Значительно худшие условия увлажнения, чем на широкоравнинных плакорах, глубокий уровень грунтовых вод, значительная выщелоченность почв и легкий механический состав их создают своеобразные условия существования для растительности.

Положистые широкие водораздельные склоны приднепровской полосы связаны с распространением тырсовых степей, представляющих собою «геоморфогенный вариант» разнотравно-типчаково-ковыльных степей, пришедших на смену приднепровским байрачным дубравам. Эти леса покрывали ранее коренные берега Днепра и сохранились отдельными очагами в отвершках и верховьях балок системы Днепра. Тырсовые степи тянутся полосою вдоль балочных долин, спускаясь на верхние части балочных склонов и на положистые их части. В соответствии с чрезвычайно сложным мезорельефом, они сменяются на выпуклинах — «лбах» и во впадинах фрагментами более ксерофильных или более мезофильных группировок.

Основное значение в тырсовых степях принадлежит тырсе (*Stipa capillata*). Значительно доминируя над всеми остальными видами и отличаясь высокой жизненностью, *Stipa capillata* придает золотистый тон приднепровским степям, однообразным и бедным по видовому составу (общее количество видов 62).

Кроме ковыля — тырсы, составляющего основную массу травостоя, значительная роль принадлежит типчаку и кёлерии. Степной костер *Bromus riparius* имеет ограниченное значение. На фоне густого злако-

вого травостоя, разнотравье занимает подчиненное положение, встречаясь единичными экземплярами. Хорошо выявлена группа видов, связанных с легкими почвами, — *Veronica spicata*, *Goniolimon tataricum*, *Potentilla opaciformis*. Основные экологические группы — эуксерофиты и мезоксерофиты: *Aster villosus*, *Kochia prostrata*, *Phlomis pungens*, *Jurinea linearifolia*, *Statice sareptana*, *Inula germanica*; ксеромезофиты: *Thalictrum minus*, *Filipendula hexapetala* — подчиненная группа. Чрезвычайно характерны заросли *Cytisus austriacus* на более влажных позициях.

Очень часто тырсовые степи представлены пастбищными дериватами — полынными, молочайными и чебрецовыми группировками.

Луговая растительность балок представлена узкими, иногда выклинивающимися полосами, идущими вдоль балочной долины. Наибольшее значение имеют пастбищные варианты: мятликово-низкотравные луга (Poa pratensis + Lotus corniculatus + Medicago lupulina + Agropyrum repens); ниже по рельефу следуют солончаковатые овсяничники (Festuca arundinacea + Carex distans + Geranium collinum) и бескильницево-полевичные группировки (Atropis distans + Agrostis stolonizans + + Juncus Gerardi). Болотное разнотравье (*Mentha austriaca*, *Veronica anagalloides*, *Sium latifolium*), корневищные гидрофиты (*Scirpus maritimus*) и плавневое крупнотравье (*Filipendula ulmaria*, *Symphytum officinale*) сильно расширяются в устьевых частях балок и разорванными пятнами и лентами выходят на обрывки днепровской поймы.

Строительство Днепровской плотины и создание Днепровского водохранилища вызвали глубокие изменения растительного покрова. Наибольший интерес представляют те смены, которые возникли в местах контакта вод нового озера со степными балочными склонами. Этот контакт наиболее резко выражен в участках максимального затопления балок, в их устьевой части, где тырсовые степи круто спускаются непосредственно в воды озера Ленина. Основное направление экзогенных смен здесь намечается в виде вторжения в степные группировки малолетних сорняков гидрофильного характера. Рядом с дернинами тырсы появляются первые пионеры в виде *Polygonum lapathifolium*, *Bidens tripartitus*, *Xanthium strumarium*, *Panicum crus galli*. Эти мигранты образуют зеленую кайму вдоль степного склона, по границе с водой, и в аспекте резко контрастируют с золотисто-серым тоном тырсовой степи.

Следующая стадия выражается в постепенном заселении всех участков, где конкурентная мощность степной растительности ослабевает прибрежными аггрегациями гидро- и мезофитов (*Mentha austriaca*, *Veronica anagalloides*, *Agrostis stolonizans*); появляются *Salix* sp., *Populus nigra* и ленты *Scirpus maritimus*.

На очень пологих склонах балки и во впадинах имеются наносы днепровского песка, на которых формируется прибрежная днепровская растительность — аггрегации гидро- и мезопсаммофитов (*Apera spica venti*, *Plantago arenaria*, *Oenothera biennis*, *Corispermum nitidum*, проростки *Artemisia procera*).

Промачивание лёссовых почв снизу осуществляется медленно; топографические и почвенные условия затрудняют мигрантам борьбу за существование, и волны пришельцев быстро затухают на небольшом расстоянии от уровня воды. Таким образом, по границе между водами Днепровского водохранилища и степью неширокая полоса балочного склона представляет собою арену борьбы между пришельцами — гидрофитами и степными элементами, причем в растущей агрессии гидрофильной растительности пионерами являются генеративно мощные гидрофильные сорняки.

Пространственно лучше выражены, но менее контрастны смены, возникшие по днищам балок, где мы наблюдаем сдвиг луговых группировок в глубь балочной долины, ближе к облесенным верховьям. Здесь быстрое изменение водного режима в сторону большого увлажнения вызвало развитие более гидрофильных группировок, вытесняющих коренные ассоциации на более повышенные участки поймы. Отдельные элементы этих ассоциаций еще сохраняются среди формирующейся новой группировки, как «реликты» с сильно пониженной жизненностью.

Сдавая позиции более мощным в новых условиях видам, каждая зона начинает заселять соседний участок. Луговая растительность носит пестрый конгломератный характер. Место контакта языков озера Ленина, вошедших в балочные долины, с луговой растительностью отмечено также каймой гидрофильных сорняков, быстро заселяющих все участки, где жизненность эдификаторов ослаблена.

Разрушение Днепровской плотины и катастрофическое падение вод озера Ленина до прежнего, а местами ниже прежнего, уровня вызвали ряд новых смен растительного покрова, которые проследить нам пришлось в 1945 г.

Наиболее резко выражены сукцессии, возникшие на балочных степных склонах. Обширные площади, освободившиеся после днепровского затопления, быстро заселяются малолетними степными сорняками, локально связанными с соседними очагами. Пионерами являются *Artemisia scoparia* и *Erigeron canadensis*.

Начавшаяся миграция сорняков из ближайших местонахождений продолжается, появляются местами другие виды: *Plantago arenaria*, *Anthemis arvensis*, *Centaurea diffusa*, *Trifolium arvense*, *Lactuca scariola*, *Sisymbrium altissimum*.

Следующая стадия выражается в появлении отдельных степных многолетников корневищного типа, свойственных вообще «потревоженным почвам» и широко распространенных на перелогах, — *Achillea nobilis* и *Potentilla argentea*. Способность корневищных видов к быстрому вегетативному размножению дает им возможность быстро заселять новые площади.

Наконец, отдельные элементы степи начинают появляться в виде одиночных случайных экземпляров, разбросанных на общем фоне сорных растений: *Scabiosa ochroleuca*, *Dianthus carbonatus*, *Jurinea linearifolia*, *Artemisia austriaca*.

Днища балок, вышедшие из воды, представляют собой места, где на мощных днепровских илах мы наблюдаем процесс формирования растительного покрова на самых начальных стадиях. Отдельные аггрегации сорняков — гидрофитов слились в мощные заросли — пятна (*Bidens tripartitus*, *Panicum crus dalli*, *Polygonum lapathifolium*). Быстрое высыхание повышенных элементов дна способствует появлению степных сорняков: *Sisymbrium altissimum*, *S. Loeselii*, *Atriplex tataricum*, *Erigeron canadensis, Artemisia scoparia*. Состав сорной флоры определяется ближайшими очагами. Генеративная мощность этих видов чрезвычайно высока; расселяясь, они занимают все свободные от конкуренции площади. Плодородные днепровские илы, выполнившие днища балок, обеспечивают этим сорнякам максимальное развитие вегетативной массы. По руслам в виде отдельных экземпляров уже появляются *Veronica anagalloides*, *Alisma plantago* и даже *Scirpus maritimus*.

Из вышесказанного мы можем сделать следующие выводы:

1. Основное направление ряда смен растительного покрова, возникающих при резком контрастном изменении водного режима степи в сторону избыточного слабопроточного увлажнения, выражается:

а) в миграции генеративно-мощных малолетних сорняков; б) в расселении вегетативно-мощных многолетних гидрофитов и мезогидрофитов; в) в формировании фитоценозов, отвечающих новым условиям обитания, аналогичных гидрофильным группировкам ближайших центров расселения, но качественно резко отличных от них.

2. Если ряды смен определяются только нарастанием или убыванием какого-либо фактора (влажности), то растительные группировки закономерно смещаются в сторону, определяемую изменениями среды.

На начальных стадиях растительный покров представляет малодифференцированную пеструю картину — конгломерат видов, столкнувшихся при освоении новой территории с коренными обитателями. Далее затем следует дифференциация группировок, в рамках коренных ассоциаций.

3. Изменения геоценоза, возникшие в результате резкого изменения водного режима в сторону ксерофитизации и освобождение новых площадей, вызывают сложный процесс явлений сингенеза и экзогенеза. Смены растительного покрова идут в следующем направлении: 1) миграции генеративно-мощных степных малолетних сорняков, 2) заселении свободной площади вегетативно-мощными многолетниками, 3) формировании степных группировок, аналогичных ближайшим центрам расселения, но качественно отличных от них.

4. Экзогенные сукцессии, возникшие под влиянием антропогенного фактора, при устранении его дают группировки, резко отличные от первоначальных исходных группировок.

Сочетание условий, определивших формирование первоначальных исходных фитоценозов, не повторимо. Исторически сложившиеся взаимоотношения между растениями и средой, система адаптаций, конкурентные отношения видов коренных фитоценозов и фитоценозов, сложившихся в результате «демутаций», резко отличны.

5. Высокий жизненный потенциал малолетних сорняков, определяемый их генеративной мощностью, так велик, что всякое ослабление конкурентной мощности компонентов фитоценоза создает благоприятные условия для этой агрессивной флоры.

6. Ряды смен растительного покрова, возникающие при заселении новых площадей, выражаются в последовательном господстве: 1 — генеративно-мощных, 2 — вегетативно-мощных и 3 — адаптивно-мощных растений.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Комаров Н. Ф., Сов. ботаника. № 5—6, 1940. — [2] Сукачев В. Н., Сов. ботаника, № 1—3, 1942. — [3] Сукачев В. Н., Журн. общ. биолог., V, № 5, 1944.

Ботанический сад Государственного Университета
Днепропетровск

O. A. Eliashevitch

SUCCESSIONS IN THE REGION OF THE DNIEPR WATER RESERVOIR

Successions of the vegetation on the banks of the Dniepr water reservoir in the river Dniepr valley and on the bottom of this reservoir after letting off water in connection with its blasting at the time of the great patriotic war are described.

РЕФЕРАТЫ

R. W. Chaney, C. Condit, D. I. Axelrod. Pliocene Floras of California and Oregon. Washington, 1944, pp. 1—407; with 4 figs and 64 plates.

(**Р. В. Чени, К. Кондит, Д. И. Аксельрод.** Плиоценовые флоры Калифорнии и Орегона).

Эта солидная хорошо изданная книга представляет сборник статей под общей редакцией Р. В. Чени (R. W. Chaney), посвященных описанию ископаемой миоплиоценовой и плиоценовой флоры Калифорнии и Орегона из десяти местонахождений. Тексту предпослана карта Калифорнии и Орегона с указанием местонахождений ископаемых остатков как описываемых в настоящей книге, так и описанных прежде. Всего для этой сравнительной небольшой, территории известно 32 местонахождения.

Во вводной главе R. Chaney указывает на пробел, существовавший до сих пор в изучении позднетретичной флоры в западной части Северной Америки и отмечает причины этого явления. По его мнению, они сводятся к следующим моментам: 1) климатические и топографические условия, менее благоприятные для растительности в плиоцене по сравнению с более ранними периодами терциера, в результате чего леса значительно сократили свои площади на западе Северной Америки; 2) относительно небольшое количество осадков, связанное с этим уменьшение постоянных водных потоков и уменьшение количества мест, пригодных для сохранения растительных (и животных) остатков; 3) плиоценовые отложения, по крайней мере в западных штатах Северной Америки, относительно грубые по своему механическому составу, почему отпечатки листьев и плодов сохранялись в них хуже, чем в глинах и вулканических туфах миоцена и эоцена; 4) на тихоокеанском побережье, как и во многих других частях земного шара, плиоцен характеризовался энергичным проявлением орогенеза, и континентальные осадки этого возраста имеют сравнительно ограниченное распространение. Но все же, по его мнению, исследования третичных флор на западе Северной Америки за последние четверть века настолько пополнили список плиоценовой флоры, что уже имеется возможность ее реконструкции. Три из описываемых флор Орегона относятся к нижнему плиоцену, две флоры из Калифорнии — к переходному периоду между миоценом и плиоценом, а пять остальных калифорнийских флор относятся к различным моментам плиоцена.

Далее R. Chaney останавливается на истории изучения плиоценовой флоры северо-западной Америки, начиная с 1871 г. («Notice of a Fossil Forest in the Tertiary of California» by O. C. Marsh) и кончая последними находками C. Condit и самого R. Chaney в 1938 г.

Особо останавливается R. Chaney на терминологии, применяемой в статьях настоящего сборника. Он различает «флоры», как единства (units), характеризуемые определенными стратиграфическими горизонтами и географическим ареалом, и «флорули», как материал из одного или немногих местообитаний. Кроме того, он выделяет более крупные единства растительности, устанавливаемые с точки зрения центра их происхождения. Такова, например, «аркто-третичная» «Флора» (с большой буквы), представляющая комплекс растений, сохраняющих свою целостность на обширных пространствах и в течение больших промежутков времени.

Особенный интерес представляет то место вводной статьи R. Chaney, где он указывает на тесное сходство некоторых ископаемых флор с современными лесами, например с современными «Redwood», «Border-redwood», и с листопадными лесами востока Северной Америки и Евразии. Соответственно с этим он относит ископаемые комплексы растений к эквивалентным им современным, обозначая их «Redwood Element», «Deciduous Element» или «the Asiatic Element». Возможность применения современной терминологии к третичным флорам, по мнению автора, находит себе оправдание в близких климатических и топографических условиях современных и ископаемых флор. При этом R. Chaney ссылается на известную работу Е. В. Вульфа «Историческая география растений».

В третичной флоре северо-западной Америки R. Chaney различает 5 следующих слагающих ее элементов:

1. Западноамериканский элемент (the West American Element), в настоящее время представленный главным образом хвойными с примесью вечнозеленых широколиственных пород. Климат, соответствующий наиболее характерным типам, характеризуется умеренным климатом с обильными осадками, спадающими и с плавным изменением температуры. Сюда относятся Redwood, Border-redwood, North-coast coniferous, Sierra-Cascade and Rocky Mountain Components, занимающие преимущественно область к северу от Калифорнии до южного побережья полуострова Аляски.

2. Восточноамериканский элемент (the East American Element), представленный главным образом листопадными широколиственными породами с участием хвойных. Область восточной части Северной Америки, занятая этим типом. характеризуется умеренным климатом с обильными осадками, выпадающими преимущественно летом, с резкими сезонными изменениями температур. Большинство деревьев теряет листву на холодный сезон. Сюда относятся Beechmaple, Oak-hickory. Coastal pine, Swamp cypress Components. Этот тип растительности занимает обширную область, начиная от южной Канады с севера и почти до побережья Мексиканского залива на юге, с северной частью полуострова Флориды, от берега Атлантического океана на востоке и до прерий на западе.

3. Восточноазиатский элемент (the East Asian Element), состоящий из родов, в настоящее время приуроченных к восточной Азии, и включающий также рода, встречающиеся в других частях света. Требования в отношении климата ныне живущих представителей этой группы ничем существенным не отличаются от таковых восточноамериканской группы, за исключением тех представителей восточноазиатской группы, которые входят в состав тропической растительности. Сюда относятся: Northern temperate highland Component, Northern temperate lowland Component, Southern temperate higland Component, Southern subtropical lowland Component and Southern tropical lowland Component.

4. Юго-западный американский элемент (the Southwest American Element), состоящий главным образом из мелколистных растений, ныне живущие эквиваленты которых центром распространения имеют горы северной части Мексики; эти элементы достигают Новой Мексики и Аризоны и вдоль побережья до мыса Св. Луки центральной Калифорнии с заходом даже внутрь этой страны. Сезонные температуры и осадки в этих областях такие же, как и в областях с умеренным климатом, за исключением самого юга. Сюда относятся: Conifer woodland Component, Oak woodland Component, Chaparral Component, Closed-cone pine Component, Coastal sage Component.

5. Тропический и субтропический вечнозеленый элемент (the Caribbean Element), представленный преимущественно вечнозелеными покрытосеменными с широкими цельнокрайними толстыми листьями. Область, занимаемая современными эквивалентами третичных членов этого элемента, приурочена к южной Мексике, Центральной Америке, северу Южной Америки и Вест-Индии. Климат субтропический и тропический, свободен от морозов, с большим количеством осадков, выпадающих главным образом в виде дождей. Этот элемент слабо представлен в плиоценовой флоре Калифорнии и Орегона и более характерен для эоцена. Сюда относятся: Warm-temperate higland Component, Subtropical lowland Component and Tropical lowland Component.

В ископаемой плиоценовой флоре Калифорнии и Орегона не представлены: внутренний (Interior American Element) американский элемент (травянистые растения прерий) и североамериканский (Boreal American Element), характерный для высоких широт Северной Америки.

Компоненты, на которые подразделяются названные выше «элементы», представляют большое флористическое единство и в общих чертах соответствуют современным лесным ассоциациям. Названия «компонентам» даны, во-первых, по доминирующим растениям, во-вторых, по топографическому признаку или климатической зоне и указывают на современное, а не на прошлое распространение. Таким образом, если какой-либо миоценовый дуб относится к восточно-американскому элементу, это не значит, что он в плиоцене жил в восточной Америке.

На странице 8 дана карта современного распространения западно-, юго-западно- и восточноамериканских, а также тропического (Carribean) элементов соответствующих третичным флористическим элементам в Северной Америке.

Далее R. Chaney пишет, что беглый просмотр распространения древесных пород в современных лесах показывает наличие некоторого перекрытия различных элементов.

Так, например, хотя «восточноамериканский» и «восточноазиатский» элементы содержат в основном различные рода, все же они имеют некоторые общие рода с близкими видами, живущими ныне в обоих полушариях. Эта особенность сходства растительности восточных частей обоих континентов была подмечена еще Аза-Греем и объяснялась сходством климата этих областей.

Имеется также тесное сходство между западно- и восточноамериканскими элементами. Неясно, например, какой из современных платанов является эквивалентным ископаемому *Platanus dissecta* Lesquer. — восточный *P. occidentalis* L. или западный *P. racemosa* Nuttal; один из наиболее обычных третичных видов дуба — черный дуб, *Quercus pseudolyrata* Lesquer., очевидно, одинаково близок современным дубам, живущим на обеих сторонах континента. Такое отношение ископаемых видов к современным видам указывает на общее происхождение лесов, ныне разделенных обширными пространствами.

Далее автор предупреждает против ошибки считать современные центры распространения за центры происхождения. Он говорит, что как современное распространение в Китае *Cercidiphyllum* не указывает, что она ведет свое происхождение из Китая, так и наличие секвойи в Калифорнии не говорит за то, что она там имеет свою родину. Центры происхождения и современный ареал вида в некоторых случаях могут совпасть, но когда имеется большой промежуток времени между ныне живущими видами и их ископаемыми предшественниками, то обычно имеются также большие расстояния между третичными и современными ареалами; эти расхождения образовались в результате миграции лесов на протяжении геологических эпох. Поэтому при решении вопроса о центрах происхождения необходимо проявлять крайнюю осторожность.

Очень интересны также следующие рассуждения автора. Он говорит, что многие флоры, особенно флора среднего терциера, включают элементы, ныне разделенные обширными пространствами и приуроченные к странам с различным климатом. Отсюда мы заключаем, говорит он, что третичная растительность была менее дифференцирована, чем современная. Физико-географические изменения, происшедшие к концу терциера, принесли топографическую и климатическую дифференциацию, создавшую географические и климатические провинции, каждой из которых свойственна различная растительность.

В западной Америке в третичное время существовали только недифференцированные леса, но эти леса состояли из недифференцированных (неспециализированных) видов.

Аркто-третичная флора так изменилась, что ее составляющие хвойные (западноамериканский элемент) хорошо сохранились в западных штатах Северной Америки, а покрытосеменные (восточноамериканский и восточноазиатские элементы) большею частью оттеснены к восточным окраинам северных континентов. Известный третичный белый дуб обнаружил тенденцию к дифференциации на многочисленные современные виды, ныне резко географически разобщенные, имеющиеся в западной и восточной Америке и в восточной Азии (*Quercus mongolica* Fisch. *Qu. liaotungensis* Koidzumi). Третичный белый дуб запада Северной Америки и его отношения к ныне живущим дубам северного полушария являются яркой иллюстрацией постепенной специализации на протяжении геологических эпох.

Для нас, советских ботаников, большой интерес представляют таблицы, в которых авторы данного труда делают сопоставления представителей ископаемой флоры, относимых ими к восточноазиатскому элементу (East Asian Element), с современными видами, принадлежащими, по их мнению, к той же группе. Поэтому мы позволим себе привести сводную таблицу этих видов. Возможно, что авторы иногда ошибаются в этих сопоставлениях, но все же она представит несомненный интерес.

Предлагаемая таблица (стр. 131), конечно, не является исчерпывающей, хотя бы по той причине, что здесь сопоставляются только те виды ископаемых Калифорнии и Орегона, которые встречаются только в 10 пунктах. Кроме того, не надо упускать из вида еще и то обстоятельство, что очень многие из ископаемых видов Калифорнии и Орегона, не только из вошедших в предлагаемую таблицу, но, пожалуй, главным образом не вошедших в нее, представлены в Евразии, в частности, в восточной Азии, идентичными или весьма близкими ископаемыми видами. Но будучи даже неполной, она в некотором отношении является дополняющей известный список Asa-Gray, в котором сопоставляются ныне живущие американские и восточноазиатские виды, а также список К. Максимовича в его знаменитых «Primitae Florae amurensis».

Большую часть этого интересного труда (от 21 до 352 страницы) составляют 10 статей, посвященных описанию ископаемых флор из различных пунктов Калифорнии и Орегона. Эти статьи составлены тремя авторами сборника и все написаны по одному плану [1) введение, 2) геологические условия, 3) состав и физико-географическая обстановка, 4) возраст флоры, 5) резюме и 6) систематическая часть], что весьма облегчает работу над этим сборником. В главе «состав и физико-географическая обстановка» приводится видовой список данной флоры и дается распределение ее на «элементы». При этом снова приводится список ископаемой флоры в виде столбца, а в другом столбце помещаются эквивалентные им ныне живущие виды, распределенные на «элементы». Далее приводятся помесячные и средние годовые данные температуры и осадков тех районов, где в настоящее время сосредоточено наибольшее количество видов, относящихся к одному какому-либо «элементу» флоры или какой-либо группе компонентов данного

Сводная таблица

Ископаемые виды	Эквивалентные им ныне живущие виды
1. *Crataegus Newberryi* Cockerell	*Cr. pinnatifida* Bunge
2. *Quercus simulata* Knowlton	*Qu. myrsinaefolia* Blume
3. *Qu. Winstanleyi* Chaney	*Qu. aliena* Blume
4. *Qu. Bokéei* Dorf	Asiatic *Fagaceae* (различные рода)
5. *Carpinus grandis* Unger	*C. laxiflora* Blume
6. *Ulmus californica* Lesquer.	*U. pumila* L.
7. *Salix wildcatensis* Axelrod	*S. phylicifolia* L.
8. *Rhododendron Sierrae* Condit	*Rh. Rockii* Wilson
9. *Platanus dissecta* Lesquer.	*Pl. orientalis* L.
10. *Zelkova oregoniana* (Knowlton) Brown	*Z. serrata* Makino
11. *Mahonia simplex* (Newberry) Arnold	*M. japonica* DC.
12. *Abies alvordensis* Axelrod	*A. recurvata* Masters
13. *A. Axelrodii* Chaney	*A. sutchuensis* Rehder et Wilson
14. *Picea sonomensis* Axelrod	*P. asperata* Masters: spp.
15. *Trapa americana* Axelrod (non Knowlton) (= *Tr. newadensis* m.[1])	*Trapae* цикла Extremiorientales (в частности, *T. ussuriensis* m.[1]); по Чени — *Tr. natans* L.
16. *Aster negundoides* Mac Ginitie	*A. Henrii* Pax
17. *Cercis buchananensis* Condit	*C. chinensis* Bunge
18. *Prunus* sp.	*Pr.* sp.
19. *Pr. Treasheri* Chaney	*Pr. Davidiana* (Carr.) Franch.
20. *Pterocarya oregoniana* Chaney	*Pt. stenoptera* DC.
21. *Vitis* sp. Chaney	*V.* sp.
22. *Cornus ovalia* Lesquer	*C. Walteri* Wangerin
23. *Diospyros Andersonae* Knowlton	*D. kaki* L.
24. *Rhamnus troutdalensis* Chaney	*Rh. rugulosus* Hemsley

элемента. От анализа современных климатических условий автор переходит к реставрации условий, в которых жили третичные представители этой группы. В этом же разделе приводится таблица распределения представителей описываемой флоры по другим ископаемым флорам иных возрастов и иных местонахождений.

В конце книги помещена самая важная и интересная глава, посвященная резюмированию и выводам на основании всего фактического материала. Эта глава написана, как и «Введение», самим Чени. В ней автор суммирует отношения описанных флор друг к другу и к 22 другим ископаемым флорам из ближайших районов западных штатов Америки. Приводимая при этом таблица 224 ископаемых видов показывает как географическое, так и стратиграфическое их распространение. На основании этого Чени дает картину их распределения во времени и пространстве, ставя это в зависимость от изменения рельефа страны — поднятия горных цепей, параллельных морскому берегу, которые по мере своего поднятия изменяли — дифференцировали климат западной Америки и тем самым вызывали дифференциацию более или менее однородной до тех пор мезофильной флоры умеренно-теплого мягкого климата. Часто страны, а вместе с этим и флоры, оказывались высоко приподнятыми над уровнем моря, часть оказывалась отделенной от моря горными цепями и приуроченной к различным высотным уровням западных или восточных склонов гор или к долинам рек, текущих в тектонических впадинах. Все это содействовало, с одной стороны, дифференциации среднетретичной флоры, а, с другой стороны, приводило к выпадению из нее целого ряда групп, которые в настоящее время уцелели в других, часто весьма отдаленных областях (Восточная Америка, Восточная Азия).

В третичное время (миоцен, плиоцен) уже хорошо была выражена широтная зональность растительности на западном побережье Северной Америки, как и в настоящее время, с той лишь разницей, что сейчас границы между зонами несколько (сравнительно немного) сдвинулись к югу.

Понижение температуры и уменьшение осадков, начиная с эоцена, вызвали миграции аркто-третичной флоры к югу и из внутренних частей страны к морскому берегу и в то же время выпадение элементов, требовательных к значительному количеству летних осадков. Эти же обстоятельства содействовали миграции южных

---

[1] *Trapa*, определенная Аксельродом, как *T. americana* Knowlton, на самом деле представляет новый вид, описанный нами под названием ***T. newadensis*** V. Vassil. (msc.). Этот вид весьма близок к ныне живущему в Уссурийском крае, описанному нами водяному ореху под названием ***T. ussuriensis*** V. Vassil. (msc.).

ксерофилизованных элементов (Madro-tertiary Flora) на север, особенно по внутренним частям страны, отгороженным от берега горными цепями, и поэтому получающих меньшее количество осадков. Центральная Калифорния и Невада, расположенные в промежутке между гумидным северо-западом и аридным плато Мексики, на протяжении позднего терциера представляли зону, куда происходила инвазия растительности с противоположных направлений и где последняя перемешивалась на базе соперничества. Параллельно с возрастающим иссушением эта борьба привела к оттеснению мезофильной аркто-третичной флоры к высотам внутренних гор и к гумидным пространствам вдоль морского берега.

Современная растительность всего запада Соединенных Штатов соответствует этим физико-географическим изменениям, и правильное понимание ее требует учета не только современных условий существования, но и реконструкции условий конца терциера.

Вопросы, затронутые Чени в этой работе, чрезвычайно интересны и важны. На базе ископаемого материала он ставит вопрос о генетических отношениях между различными современными, далеко друг от друга расположенными, флористическими областями.

Тщательно и подробно разбирая вопрос о взаимоотношениях различных «элементов» и «компонентов» позднетретичной флоры между собой как во времени, так и в пространстве, автор доводит этот анализ до настоящего времени, связывая таким образом прошлое с настоящим. Но более широкий вопрос о центре происхождения основной флоры позднетретичного времени западной Америки — аркто-третичной — автор не решается ставить. Подобную осторожность можно только приветствовать, так как решить этот крупный вопрос на основе узкоместного материала невозможно. Здесь необходимо привлекать более обширный материал и, очевидно, в первую очередь евразиатский, а это вышло бы за рамки поставленной авторами задачи.

Эту работу надо приветствовать не только как образцовую обработку местного ископаемого материала, но и как работу, в которой проведен глубокий анализ его, далеко выходящий за пределы сравнительно небольшой области.

В. Н. Васильев (Ленинград)

Подписано к печати 8/V 1947 г. Печ. л. 2
Уч.-изд. л. $3^1/_2$. Тираж 7100. М-04152 Зак. № 354

4-я типография им. Евг. Соколовой треста «Полиграфкнига» ОГИЗа при Совете Министров СССР. Ленинград, Измайловский пр., 29.

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР, ТОМ 32 (1947) № 3

СОДЕРЖАНИЕ

JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS, TOME 32 (1947) № 3

SOMMAIRE